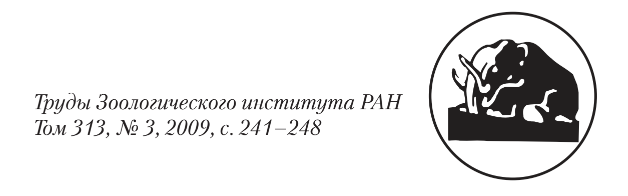
Труды Зоологического института РАН
Том 313, № 3, 2009, с. 241–248



УДК 576.8

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОСТОЯННЫХ ЭКТОПАРАЗИТОВ

Ю.С. Балашов

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034, С.-Петербург, Россия;
e-mail: vectors@zin.ru

РЕЗЮМЕ

Среди насекомых и клещей известно более 9000 видов постоянных эктопаразитов наземных позвоночных. Они обитают на поверхности тела, в коже, шерсти или перьях хозяина постоянно или на определенных стадиях жизненного цикла. Эктопаразиты питаются кровью, лимфой, выделениями кожных желез, частицами кожи, шерсти и перьев. Для постоянных эктопаразитов характерны частые приемы небольших порций пищи, умеренная или малая плодовитость, короткие сроки развития одного поколения, малая индивидуальная долговечность, неспособность к длительному голоданию. Заражение новых хозяев осуществляется контактным путем или форезией.

Ключевые слова: вши, клещи астигматные, клещи простигматные, мухи-кровососки, постоянные эктопаразиты, пухоеды

ECOLOGICAL FEATURES OF PERMANENT ECTOPARASITES

Yu.S. Balashov

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya emb. 1, 199034, St. Petersburg, Russia;
e-mail: vectors@zin.ru

ABSTRACT

There are more than 9000 species of permanent ectoparasites of terrestrial vertebrates among insects and acarines. Permanent ectoparasites spend entire life time or only part of their life cycle on and inside the skin, hairs and feathers of their hosts. Such ectoparasites feed on blood, lymph, products of dermal glands and particles of skin, hairs and feathers. Permanent ectoparasites can be characterized by the following features: often consumption of small amounts of food, small to moderate fecundity, short period of development of one generation, short life span and incapability to starvation for a long period of time. They infest new host individuals through the direct contact between hosts or by the phoretic way.

Key words: sucking lice, chewing lice, astigmatan mites, prostigmatan mites, bloodsucking flies, permanent ectoparasites

ВВЕДЕНИЕ

Среди членистоногих, паразитирующих на наземных позвоночных, обнаружены почти все известные типы паразитизма и пограничных форм симбиоза. Преобладают эктопаразиты, обитающие на поверхности тела хозяев в течение всей своей жизни или на определенных стадиях цикла развития. Классические атрибуты паразитизма в наибольшей степени характерны для постоянных эктопаразитов. Им свойственна одна жизненная форма на протяжении всего цикла развития с комплексом морфофизиологических адаптаций к паразитизму. Для постоянных эктопаразитов характерны частые приемы небольших порций пищи, умеренная или малая плодовитость, короткие сроки развития одного поколения, малая индивидуальная долговечность, неспособность к

длительному голоданию. Заражение новых хозяев осуществляется контактным путем или форезией. На примере этой экологической группы членистоногих выявлены и исследованы многие общие закономерности паразитизма, взаимодействий внутри паразитарных систем, коэволюции паразитов и хозяев (Marshall 1981; Kim 1985; Балашов 1982, 2009; Чайка 1997).

Известно более 9000 видов постоянных эктопаразитов. Подобный образ жизни свойственен отрядам пухоедов, вшей, нескольким семействам двукрылых (мухи-кровососки сем. Nycteribiidae, Streblidae, Hypposcidae), клопам сем. Polyctenidae, немногим видам уховерток, жуков и чешуекрылых. Среди Acarina постоянными эктопаразитами являются астигматные клещи когорты Psoroptidia, простигматные клещи надсемейств Myobioidea, Cloacaroidea и Cheyletoidea, гамазовые клещи сем. Spinturnicidae, Rhinonyssidae и некоторых других семейств. Для этих групп членистоногих организм хозяина служит средой обитания и источником пищи на протяжении всего жизненного цикла.

Постоянные эктопаразиты живут на поверхности и внутри кожи, в волосяном и перьевом покрове. На тело хозяев откладываются яйца, личинки или пупарии и происходит их дальнейшее развитие. Местообитаниями клещей и насекомых могут быть все части поверхности тела (кожа, шерстный и перьевой покровы), потовые и сальные железы, волосяные фолликулы и другие органы, на которых паразит обитает и осуществляет свою жизнедеятельность. Из-за трудностей точной оценки возможных границ местообитаний отдельных видов в практических целях достаточно часто используют термин – локализация паразита. Этот термин имеет более узкое значение, чем местообитание, и указывает на фактические места находок определенных стадий развития паразита на теле хозяина (Догель 1947; Bush et al. 2002).

Местообитание. Из насекомых в шерсти и на поверхности кожи млекопитающих обитают все виды вшей и власоедов, мухи сем. Hippoboscidae, Nycteribiidae, Streblidae, клопы сем. Polyctenidae. У многих из этих насекомых выявлена адаптивная специализация в форме тела, строении конечностей и других морфологических структурах. Например, у власоедов родов *Geomedoecus* и *Thomomydoecus*, закрепляющихся на волосах гоферов р. *Thomomys*, разная толщина волос у разных видов хозяев является важным фактором видовой специфичности этих эктопаразитов (Reed et al. 2000). Среди пухоедов виды подотряда Amblycera обладают высокой подвижностью и могут заселять почти все тело птицы. Они слабо привязаны к определенным его частям. Виды подотряда Ischnocera мало подвижны и обычно занимают на теле птиц родоспецифичные или видоспецифичные местообитания (Mauersberger and Mey 1993).

Постоянными эктопаразитами многих отрядов млекопитающих являются астигматные клещи. Виды сем. Atopomelidae, Chirodiscidae и Listrophoridae живут в волосяном покрове и имеют специализированные прикрепительные органы, адаптированные к закреплению и перемещению в шерсти своих хозяев. Клещи сем. Myocoptidae и Psoroptidae паразитируют на поверхности кожи, но не прогрызают ходов внутри эпидермиса. Клещи сем. Rhynocoptidae живут в волосяных фолликулах, а Sarcoptidae роют тоннели в верхних слоях эпидермиса (Бочков 2007).

Большую часть из 2400 видов 38 семейств Astigmata, обитающих на теле птиц, объединяют в обширнейшую экологическую группу перьевых клещей (Analgida). В зависимости от особенностей занимаемых микробиотопов среди перьевых клещей различают несколько морфо-экологических типов (Дубинин 1951; Миронов 1987; Dabert and Mironov 1999; Proctor 2003).

На поверхности кожи обитают виды эпидермоптоидного комплекса (сем. Dermationidae, Epidermoptidae и Knemidocoptidae). Пуховые перья заселяют виды сем. Analgidae, Psoroptoididae и Xolalgidae. Ноги этих клещей длинные и снабжены специальными структурами для удержания и передвижения в рыхлом слое переплетающихся бородок пуховых перьев.

Наибольшее количество видов представлено обитателями маховых, рулевых и кроющих перьев крыла и хвоста. Им свойствен комплекс совершенных морфологических адаптаций для удержания на бородках пера при аэродинамических нагрузках. Для многих видов этой группы характерна строгая приуроченность не только к определенным группам перьев, но и к определенным структурным зонам опахала пера, а также приспособление к свойственным этим видам микростациям. В результате, чем разнообразнее устроены перья одного крыла,

тем больше видов и родов перьевых клещей может на них встречаться.

Обширную экологическую группировку представляют очинные клещи птиц. Они обитают внутри стволов и очинов перьев. Клещи питаются роговыми частицами пера, а также лимфой и кровью, выделяющимися из перьевых фолликулов при прогрызании стенок очинов (Kethley and Johnston 1975). Среди Prostigmata в очинах перьев обитают все виды сем. Syringophilidae. Подобный тип паразитизма распространен и среди Astigmata (сем. Dermoglyphidae, Laminosioptidae, Ascouracaridae, Ptyssalgidae). Из насекомых внутри стволов перьев живут пухоеды сем. Menoponidae.

Питание. Пищей эктопаразитов может быть кровь, лимфа, живые и неживые части кожи, шерсть и перья, выделения кожных желез. Из всех видов пищи наибольшую энергетическую ценность имеет кровь. Некоторые виды пухоедов и гамазовых клещей получают кровь из ранок или капелек на поверхности кожи. Подобный способ питания наиболее примитивен и не требует специализированного ротового аппарата. Кровяное питание в этих таксонах факультативно и свойственно лишь немногим видам одного рода или семейства. Облигатными гематофагами среди постоянных паразитов являются только вши, мухи-кровососки, клопы и некоторые гамазовые клещи. Они обладают совершенными морфологическими, физиологическими и биохимическими адаптациями к питанию кровью из гематом или полости кровеносных сосудов.

Многим группам эктопаразитов свойственна кератофагия. Среди Mallophaga частицы кожи, перьев и волос поедает большинство видов Ischnocera и часть Amblycera. Некоторые Amblycera имеют смешанную диету из частиц перьев, кожи и крови. Рацион многих таксонов саркоптоидных клещей включает чешуйки эпидермиса и кусочки волос.

Среди перьевых клещей основным компонентом пищи для обитателей поверхности перьев служит жировая смазка из секрета копчиковой железы, а также другие органические остатки (споры и гифы грибов, бактерии). Обитатели поверхности кожи (Dermationidae, Epidermoptidae) питаются чешуйками эпидермиса и жидкими выделениями. По характеру питания у них много общего с комменсалами. С паразитами их сближает только высокая степень специализации в выборе местообитаний на теле хозяев.

Жизненный цикл. Для большей части изученных видов вшей, пухоедов и клещей развитие одной генерации занимает несколько недель, а сроки жизни отдельной особи не превышают нескольких суток. На одну самку приходится несколько десятков потомков, и это в благоприятных условиях может обеспечить быстрое увеличение численности паразитов на хозяине. Соотношение между размножением и вымиранием внутри популяции в конечном итоге определяют их количественные, пространственные и временные демографические параметры.

Особи хозяев служат для паразита островами жизни, разделенными неблагоприятной внешней средой, поэтому в паразитологии получили распространение некоторые из принципов островной биогеографии и, в частности, понятия колонизации, расселения и вымирания популяций на изолированных территориях.

Одна из главных особенностей популяций постоянных эктопаразитов – их эфемерность. Максимальные сроки существования микропопуляции паразита не могут превышать продолжительности жизни хозяина. У значительной части насекомоядных, грызунов, зайцеобразных и других мелких млекопитающих со средней продолжительностью жизни в 1–2 года в эти временные рамки должно уложиться существование нескольких последовательных генераций постоянных паразитов с размножением на теле хозяина.

Регуляция численности. У постоянных эктопаразитов с размножением на теле хозяина ведущую роль в регуляции численности играет организм позвоночного и меньшую – факторы внешней среды. Особенно важны такие особенности организма, как уровень его врожденной или приобретенной резистентности (иммунитета) к паразиту, физиологическое состояние и особенности поведения.

Для немногих изученных в этом плане видов эктопаразитов экспериментально доказано развитие защитных иммунных реакций. У мышей в ответ на питание вшей в местах укусов увеличивается количество иммуноактивных клеток (нейтрофилов, эозинофилов, лейкоцитов), сопровождающееся дегрануляцией и другими разрушениями тканевых структур. За 4 недели инвазии значительно увеличивается толщина эпидермиса (Nelson et al. 1977; Jones 1996). При длительном паразитировании вшей было обнаружено сниже-

ние защитных реакций до уровня, допускающего питание насекомого, но не ведущего к смерти хозяина. Приобретенная устойчивость, кроме индуцировавшего ее вида, может влиять и на других членов сообщества. Пока эти вопросы ждут дальнейших исследований.

Из защитных реакций хозяина изучена его способность к самоочищению, ограничивающая численность паразитов и их распространение на теле. Реакции самоочищения у скота и лошадей могут не только регулировать численность вшей и власоедов, но также определять места преимущественной локализации этих эктопаразитов на теле (Price and Graham 1997). В экспериментах показано, что активное вычесывание и поедание эктопаразитов грызунами также определяет места локализации на их теле вшей и клещей-миобий (Murray 1987).

Реакции на факторы внешней среды. Факторы внешней среды воздействуют на эктопаразитов опосредованно. На поверхности кожи, внутри шерсти и оперения позвоночных существует особый микроклимат, значимо различающийся в разных частях тела. Температура тела млекопитающих отличается постоянством, но она может существенно отличаться (до +5–6 °С и более) на поверхности разных частей даже у одной особи мелких и крупных животных. Локальные различия в микроклимате могут определять распределение местообитаний эктопаразитов на теле хозяина. Например, на овцах могут совместно паразитировать три вида вшей и пухоедов, границы местообитаний которых на теле соответствуют температурным оптимумам каждого из этих видов. Вши *Linognathus pedalis* паразитируют на ногах, отличающихся самой низкой температурой поверхности кожи (ниже +38 °С). *L. ovillus* встречаются преимущественно на лицевой части головы, где температура выше, чем на ногах. Власоед *Damalinia ovis* живет на поверхности кожи и в нижней зоне шерстного покрова туловища, где температура прикожного слоя воздуха наиболее высокая и стабильная (+38–39 °С).

На границы местообитаний эктопаразитов на теле крупного скота могут влиять изменения температуры воздуха. Вши *Haematopinus eurysternus* в холодную погоду чаще встречаются на шее, а в жаркую перемещаются на более холодные участки – вокруг ушей, рогов и хвоста. *H. quadripertusus* обитают вокруг глаз и на шее, *Linognathus vituli* – на подгрудке и лопатках и *Solenopotus capillatus* – на шее и голове. Власоед *Damalinia bovis* живет на лопатках, вдоль хребта и на хвосте (Price and Graham 1997).

Различный температурный режим поверхности кожи, по-видимому, определяет сегрегацию местообитаний двух видов вшей на морском котике. *Antractopthirus callorihini* встречаются главным образом на голых или покрытых редкой шерстью частях тела, а *Proechinophthirus fluctus* – в местах с густым мехом (Kim 1985). Различия в оптимальных температурах обнаружены для платяной и головной вшей человека. Платяная вошь менее теплолюбива и заселяет пространство между поверхностью кожи и одеждой. Головная вошь более теплолюбива и живет в волосах на поверхности кожи головы, где температура несколько выше (Burgess 2004).

Встречаемость и обилие. Пораженность локальных популяций хозяина эктопаразитами может варьировать от 0 до 100% в зависимости от многих внешних и внутренних факторов. Индексы обилия паразитов в разных популяциях хозяина также меняются от нулевых до максимальных значений. Величина последних определяется порогами вредоносности, выше которых наступает гибель хозяина, а вместе с ним – и паразитов. Сезонные изменения численности постоянных паразитов выражены слабо и лишь опосредовано отражают колебания температуры и влажности внешней среды.

Короткие сроки жизни мелких млекопитающих компенсируются быстрым размножением и высокой, хотя и не постоянной, плотностью природных популяций эктопаразитов. У видов с большей продолжительностью жизни (от 3 до 10 и более лет) сроки жизни микропопуляций паразитов могут быть короче таковых хозяина. Развитие защитных реакций во многих случаях приводит к самоочищению от паразита и может препятствовать повторным инвазиям.

На отдельных особях хозяев численность паразитов может достигать очень высоких значений, но средние показатели обилия паразитов в природных популяциях обычно значительно меньше максимальных. У домашних животных при отсутствии борьбы с паразитами их численность может быть исключительно высокой из-за выключения механизмов саморегуляции в системе «паразит–хозяин».

Из вшей существенный вред крупному рогатому скоту причиняет *Haematopinus eurysternus*, при высокой численности паразитирующая по всему телу. У инвазированных животных наблюдается выпадение волос, дерматиты, истощение. Паразит свиней *Haematopinus suis* обитает по всему телу и может достигать высокой численности (более 500 особей на свинью). Власоеды также могут достигать очень высокой численности и часто поражают до 100% животных. На овцах численность *Bovicola ovis* колеблется в разные сезоны от 4000 до 400000 особей на одно животное. *B. bovis* очень многочислен на крупном рогатом скоте. Вред от паразитирования власоедов часто трудно выявляем и много меньше, чем от вшей (Price and Graham 1997).

Расселение. Большинство видов вшей, власоедов, пухоедов и саркоптоидных клещей выживают вне тела хозяина не более нескольких часов и реже – суток. Для платяных вшей установлена способность переживать вне тела человека до 2–3 суток, и за этот период они могут расползаться в постели на расстояние до 2 м (Burgess 2004).

У постоянных эктопаразитов, размножающихся на теле позвоночных, расселение происходит при механических контактах между хозяевами, реже – миграцией из внешней среды или путем форезии (Догель 1947; Дубинин 1951; Marshall 1981). Ноги клещей и насекомых приспособлены для зацепления в шерсти и перьях и для передвижения по телу позвоночных, но они менее успешно перемещаются по поверхности почвы.

Главный способ расселения постоянных эктопаразитов – переход их с родителей на потомство. Примером может служить заражение птенцов пухоедами и перьевыми клещами вскоре после их вылупления из яиц. Исключение представляют кукушки, которые в первый год жизни бывают свободны от пухоедов, и их заражение происходит на второй год жизни при спаривании со старыми особями. Вши овец *Linognathus pedalis* и *L. ovillus* в большом количестве переходят с тела матери на новорожденных ягнят. Несколько видов вшей тюленей переходят с тела матери на новорожденных в первые несколько суток их жизни (Kim 1985).

У птиц расселение эктопаразитов наблюдается при использовании общих «пылевых ванн», при жизни в смешанных стаях или общих гнездовых колониях, через брошенные гнезда. Форезия распространена у клещей сем. Epidermoptidae, самки которых прицепляются к находящимся в оперении птиц мухам-кровососках сем. Hippoboscidae и к пухоедам. Эти насекомые переносят клещей на новых особей хозяина (Дубинин 1951; Buttiker 1994).

Межвидовая конкуренция. Для клещей и насекомых известны как многочисленные случаи встречаемости разных групп эктопаразитов на определенных таксонах хозяев, так и взаимоисключения. Например, на собаках из власоедов может паразитировать только один из двух видов – *Heterodoxus spinigere* или *Trichdectes cani* (Hopkins 1949). На одной особи летучей мыши не могут совместно существовать виды сем. Nycteribiidae и Streblidae (Marshall 1981). К сожалению, выводы, основывающиеся на подобных наблюдениях, гипотетичны и не подвергались специальной экспериментальной проверке.

Значительный интерес для понимания причин межвидовой конкуренции представляют пока еще редкие исследования результатов одновременного паразитирования нескольких видов эктопаразитов на границе их местообитаний по сравнению с паразитированием этих видов поодиночке. Расширение видовых местообитаний вследствие необычного обилия эктопаразитов на теле обнаружено для нескольких видов вшей на грызунах и пухоедов на птицах. При чрезмерном размножении нескольких видов вшей и власоедов, совместно обитающих на овцах и крупном рогатом скоте, видовая специфичность их местообитаний нарушается, и эктопаразиты встречаются по всему телу. У пухоедов родов *Ricinus* и *Philopterus* в случае паразитирования на птице особей одного вида границы местообитаний значительно шире, чем при паразитировании особей двух видов.

При совместном нахождении на хозяине нескольких видов эктопаразитов площади видовых местообитаний сокращаются, и их сегрегация усиливается. Например, на латеральных бородках крыльев пера моевок *Rissa tridactyla* и *R. brevirostris* постоянно совместно живут два вида клещей – *Alloptes* sp. и. *Laronyssus martini*. Оба эти вида могут одновременно находиться на одних и тех же перьях, но в границах пера каждый вид чаще встречается в одном из его трех секторов. Перекрывание пространственных ниш ассиметрично с доминированием *L. martini* за счет его большей конкурентоспособности (Choe and Kim 1988).

Из двух видов власоедов, совместно обитающих на гофере *Thomomys botae*, *Geomedoecus aurei* засе-

ляет преимущественно дорсальную и латеральную части тела, а *Thomomydoecus minor* – вентральную и латеральную. Первый вид менее специфичен в выборе местообитаний (Reed et al. 2000).

У двух видов клещей-миобиид *Amorphocarus elongatus* и *Protomyobia claparedei*, паразитирующих на обыкновенной бурозубке, выявлена пространственная сегрегация. *A. elongatus* обитает на передней половине тела и преобладает на голове. Большая часть особей *P. claparedei* локализуется на задней половине тела хозяина. На голове и передних ногах обнаружены лишь единичные особи этого вида. Различия в локализации клещей прослеживаются как при их совместном обитании на одной особи хозяина, так и при заражении только одним видом (Балашов и др. 2007).

Возникновение и эволюция паразитизма. У предков многих таксонов мелких насекомых и клещей постоянные контакты с позвоночными возникли в разнообразных типах нор и гнезд млекопитающих и птиц. Совместное существование наземных позвоночных и членистоногих продолжалось более 200 млн. лет, и за этот период могли многократно и независимо развиваться разные формы симбиоза (Балашов 1982, 2009).

Первым шагом на пути к возникновению паразитизма стал переход мелких членистоногих к постоянной жизни в норах и гнездах мезозойских млекопитающих и птиц. Следующей эволюционной ступенью была смена схизофагии на регулярное питание продуктами жизнедеятельности хозяина норы, поедание кожи, волос, перьев и живых тканей. При переходе к постоянному обитанию на теле птиц и млекопитающих у Mallophaga, уховерток и жуков сохранился исходный тип грызущего ротового аппарата. Он не пригоден для прокалывания кожи и высасывания крови, так что эволюция трофических связей этих насекомых остановилась на стадии кератофагии или на поедании выделений кожных желез.

Способность к повреждению кожи и высасыванию крови позвоночного появилась у предков вшей. У Anoplura важнейшим этапом эволюционного прогресса стало преобразование грызущего ротового аппарата в колюще-сосущий, позволивший высасывать кровь из кровеносных сосудов млекопитающих (Беклемишев 1951, 1954).

Среди клещей-астигматид, связанных с наземными позвоночными, предполагают существование двух главных эволюционных направлений развития паразитизма. Первый путь был стимулирован форезией гипопусов (дейтонимф) (Fain 1969; Houck and OConnor 1991). Первоначально гипопусы выполняли исключительно расселительную функцию, но не питались, и хозяин служил для них лишь транспортным средством. Переход от форезии к паразитизму был связан с приобретением гипопусом способности поглощения питательных веществ из волосяных фолликулов или подкожных тканей хозяев через поверхность кутикулы.

Второй путь перехода к паразитизму у Astigmata был связан с охватом паразитарными связями всех питающихся стадий и утратой в жизненном цикле расселительной стадии – гипопуса. Свободноживущие стадии их предков-нидиколов могли перейти к временному или постоянному «квартирантству», а затем – и к питанию на теле хозяина. Расселение клещей стало осуществляться при прямых контактах особей хозяев и поэтому исчезла необходимость в сохранении расселительной стадии. Наибольшего разнообразия постоянный паразитизм получил в группе Psoroptidia, включающей около 40 семейств. Длительная эволюция постоянного паразитизма у клещей-астигматид обусловила их исключительное таксономическое разнообразие и освоение многих местообитаний на теле хозяев. Точное определение типа взаимоотношений многих таксонов астигматид с их хозяевами остается проблематичным. Многие из них эксплуатируют хозяина главным образом как среду обитания, не повреждают живые ткани и питаются кожным детритом, секретом сальных и потовых желез, а также гифами грибов с поверхности кожи и перьев.

У вшей, пухоедов и некоторых семейств клещей обнаружена высокая паразито-хозяинная специфичность. Она возникла в результате сопряженной эволюции (коэволюции) этих паразитов и их хозяев. Виды паразитов, обитающие на представителях одного рода или семейства хозяев, могут быть потомками общего предка. Чисто коэволюционный филогенез нарушается переходами паразитов на новых хозяев, различными скоростями видообразования в дочерних линиях и вымиранием отдельных линий. Вследствие этих процессов во многих таксонах паразитических членистоногих даже на родовом уровне бывает затруднительным выявление первичных хозяев – основателей эволюционной линии.

Анализ коэволюции отдельных групп эктопаразитов остается субъективным из-за недостаточной разработанности систематики не только паразитов, но и их хозяев и частых случаев непреднамеренного корректирования видовых и родовых таксонов паразитов по таковым хозяев. Наиболее полно исследованы процессы коэволюции власоедов подсемейства Neotrichodectinae и грызунов-гоферов (сем. Geomyidae) (Hafner and Page 1995; Page et al. 1995). Гоферы насчитывают около 40 видов и 450 подвидов. К настоящему времени на них обнаружены 122 вида и подвида власоедов, относимых к двум родам (*Geomydoecus* и *Thomomydoecus*) и четырем подродам. В этих четырех главных стволах выделены 12 узлов видообразования, большая часть которых конгруэнтна определенным монофилетическим родам и подродам их хозяев – гоферов. Выводы о преобладании коэволюционных процессов у власоедов получили подтверждение данными молекулярного анализа гомологичных участков ДНК цитохромоксидазы митохондрий 15 видов гоферов и паразитирующих на них 17 видов власоедов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 08-04-00148.

ЛИТЕРАТУРА

Балашов Ю.С. 1982. Паразито-хозяинные отношения членистоногих с наземными позвоночными. Наука, Ленинград, 320 с.

Балашов Ю.С. 2009. Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных. Наука, Санкт-Петербург, 357 с.

Балашов Ю.С., Бочков А.В., Ващенок В.С., Григорьева Л.А., Станюкович М.К. и Третьяков К.А. 2007. Структура популяций и экологические ниши эктопаразитов в паразитарных сообществах мелких лесных млекопитающих. *Паразитология,* **44**: 329–347.

Беклемишев В.Н. 1970. Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных. I. Пути его возникновения. В кн.: В.Н. Беклемишев (Ред.). Биоценологические основы сравнительной паразитологии. Наука, Москва: 261–288.

Беклемишев В.Н. 1970. Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных. II. Основные направления его развития. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. Наука, Москва: 289–314.

Бочков А.В. 2007. Морфологические адаптации акариформных клещей (Acari: Acariformes) к постоянному паразитизму на млекопитающих. *Паразитология,* **41**: 428–458.

Догель В.А. 1947. Курс общей паразитологии. Государственное учебно-педагогическое издательство Министерства просвещения РСФСР, Ленинград, 372 с.

Дубинин В.Б. 1951. Перьевые клещи (Analgesoidea). Ч.I. Введение в их изучение. (Фауна СССР. Паукообразные. Т. 6, вып. 5). Наука, Москва, Ленинград, 364 с.

Миронов С.В. 1987. Морфологические адаптации перьевых клещей к различным типам оперения и кожным покровам птиц. *Паразитологический сборник,* **34**: 114–132.

Чайка С.Ю. 1997. Морфофункциональная специализация насекомых-гематофагов. КМК Пресс, Москва, 427 с.

Burgess I. 2004. Human lice and their control. *Annual Review of Entomology,* **49**: 457–481.

Bush A.O., Fernandez J., Esch G.W. and Seed J.R. 2002. Parasitism. The diversity and ecology of animal parasites. Cambridge University Press, Cambridge, 566 p.

Buttiker W. 1994. Die Lausfliegen der Schweiz (Diptera, Hippoboscidae). *Documenta Faunistica Helvetiae,* **15**: 1–117.

Choe J.C. and Kim K.C. 1988. Microhabitat selection and coexistence of ectoparasitic arthropods of Alaskan seabirds. *Oecologia,* **79**: 10–14.

Dabert J. and Mironov S.A. 1999. Origin and evolution of feather mites (Astigmata). *Experimental and Applied Acarology*, **23**: 437–454.

Fain A. 1969. Les deutonymphes hypopiales vivant en association phoretique sur les mammiferes (Acarina: Sarcoptiformes). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique,* **45**: 1–262.

Hafner M.S. and Page R.D.M. 1995. Molecular phylogenies and host-parasite cospeciation: gophers and lice as model system. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences,* **349**: 77–83.

Houck M.A. and OConnor B.M. 1991. Ecological and evolutionary significance of phoresy in the Astigmata. *Annual Review of Entomology,* **36**: 611–636.

Hopkins G. H. E. 1949. The host-association of the lice of mammals. *Proceedings of the Zoological Society of London,* **119**: 387–604.

Jones J.C. 1996. Immune responses to fleas, bugs and sucking lice. In: S.R. Wikel (Ed.). The immunology of host-ectoparasite arthropod relationships. CABI, Wallingford: 150–174.

Kethley J. B. and Johnston D. E. 1975. Resource tracking patterns in Bird and Mammalian ectoparasites. *Miscellaneous publications of the Entomological Society of America*, **9**: 231–236.

Kim K.C. (Ed.) 1985. Coevolution of parasitic Arthropods and Mammals. John Wiley and Sons, New-York, 612 p.

Marshall A.G. 1981. The ecology of ectoparasitic Insects. Academic Press Inc., London. 460 p.

Mauersberger G. and Mey E. 1993. Mallophagen und Vogelsystem – Beitrag zur Diskussion der «Parasitophyletik». *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin*, *Zoologische Reihe*, **69**, *Supplementheft, Annalen für Ornithologie*, **17**: 3–30.

Murray M.D. 1987. Effects of host grooming on louse populations. *Parasitology Today,* **3**: 276–278.

Nelson W. A., Bell J. F., Clifford C. M. and Keirans J. E. 1977. Interaction of ectoparasites and their hosts. *Journal of Medical Entomology*, **13**: 389–428.

Page R.D.M., Price R.D. and Hellenthal R.A. 1995. Phylogeny of Geomydoecus and Thomomydoecus pocket gopher lice (Phthiraptera: Trichodectidae) inferred from cladystic analysis of adult and first instar morphology. *Systematic Entomology,* **20**: 129–143.

Price V.A. and Graham O.H. 1997. Chewing and sucking lice as parasites of mammals and birds. *US Department of Agriculture Technical Bulletin*, **1849**: 1–257.

Proctor H.C. 2003. Feather mites (Acari: Astigmata): Ecology, Behavior, and Evolution. *Annual Review of Entomology,* **48**: 185–209.

Reed D.L., Hafner M.S., Allen S.K. and Smith M.B. 2000. Spatial portioning of host habitat by chewing lice of the genera *Geomydoecus* and *Thomomydoecus* (Phthiraptera: Trichodectidae). *Journal of Parasitology,* **86**: 951–955.

Представлена 12 февраля 2009; принята 1 июня 2009.